Bulletin of the Osaka Museum
of Natural History, No. 33
pp. 71～95 ; March, 1980

# ウスバアゲハ亜科諸属の翅の紋様解析と系統論*

日 浦 勇
大阪市立自然史博物館

# A phylogeny of the genera of Parnassiinae based on analysis of wing pattern, with description of a new genus (Lepidoptera : Papilionidae)

Isamu HIURA
Osaka Museum of Natural History

The subfamily Parnassiinae was classified by MUNROE (1961) into eight genera belonging to two tribes, Parnassiini and Zerynthiini. An analysis of wing pattern is attempted to reconstruct the phylogeny of the genera ; basing on the twenty-nine colour streaks model which is newly proposed. Differentiation of normal scales is also observed and discussed. As results of the study, (1)*Hypermnestra* must be omitted from Parnassiini and represented an indipendent tribe. (2) Cladogram of the genera is constructed as shown in Fig. 24, and (3) a new genus must be erected for *Bhutanitis mansfieldi*.

**_Yunnanopapilio_ HIURA gen. nov.**

Colour pattern : Wings consisted of stripe pattern of black and yellow. Upper surface of forewing with eight black bands, namely 1B, 2+3B, 4B, 5+6B, 7B, 8+9B, 10+11+12B and 13+14B from base to outer margin. Yellow bands a little narrower than black ones. Under surface of forewing the 7th black band divided into three streaks (10B, 11B and 12B) in the anterior half of the wing ; the 8th band (marginal black band) divided by yellow veins and divided into two parts in each space antero-posteriorly; marginal yellow band lacking. Anterior half of hindwing (discal cell and from space 5 to 7) with six black bands, namely 1+2+3B, inner half of 7B, outer half of 7B, 8+9B, 10+11+12B and 13+14B on upper surface ; the lst band divided into two streaks (1B and 2B), the 5th band divided into three streaks (10B, 11B and 12B), 2+3B and 7B of discal cell divided longitudinally into three parts on under surface. Narrow red bands present in space 1 to 4, and blue spots present in space 1 to 3 on both sides of hindwing.

Wing shape : Forewing semi-triangular, anterior and posterior margins straight, outer margin moderately rounded. Hindwing elongate, discal cell much shorter than vein 4 excepting tail ; veins 3 and 4 prolonged to form tails; apex of vein 2 produced and spatulate; outer margin of space 1 deeply emarginated.

Venation : Fundamentally same as in that of *Bhutanitis*, but differs from it in hindwing with each origin of veins 4 and 5 extremely approached, and veins 7 and 8 being parallel.

Sphragis present. The claws are equal.

Type species : *Armandia mansfieldi* RILEY, 1939.

This new genus is closely related to *Bhutanitis* ATKINSON, from which it is differentiated in the fused condition of 10B, 11B and 12B at the posterior half on the under surface of forewing, spatulate apex of vein 2 of hindwing, parallel condition of veins 7 and 8, approaching condition of veins 4 and 5 of hindwing, symmetrical claws and the presence of sphragis. This genus contains the sole species *mansfieldi* which is represented by only one female specimen in the collection of the British Museum (Natural History).

---

* 大阪市立自然史博物館業績 第238号 (1979年12月20日受理)

蝶の系統進化像を確立するためには，多様な形質の検討が必要であるが，翅の紋様は重要な形質群のひとつである．蝶の分類は研究の初期段階から翅を重視し，外観される翅脈相と色斑を中心に行われてきたにもかかわらず，色斑の解析的研究は決して十分でない．複雑な全体色斑を構成する単位色斑の相同性を判定するためには，紋様形成に関する論理を整備することと，それにもとずく種・属・族・亜科・科といった各レベルごとに，タクサの紋様の詳細な比較検討を行うことと，この双方の作業が必要であろう．

筆者は，アゲハチョウ科の系統進化にもとずいて日本列島のアゲハチョウ相の形成過程を解明することを目的としているが，その第１歩として，本報では紋様解析の方法について試論し，ウスバアゲハ亜科の属について検討し，それにもとずいた系統再構成を試る．なお，この報告では，翅脈・鱗粉・色斑等，翅のパターン全体を柴谷（1979）の使用例にならって「紋様」と呼び，従来一般に使用されてきた色彩・斑紋に限定した，いわゆる colour pattern を「色斑」と呼んで使いわけることにする．

材料は大阪市立自然史博物館に収蔵される成虫標本のみを用いた．このような研究が可能になったのは，同館のアゲハチョウ科，とくにウスバアゲハ亜科の資料がかなり充実したからである．本論に入るに先立ち，研究に使用した同館コレクションの充実に貢献された多くの各位，とくに名城大学有田豊氏の御好意と学芸員宮武頼夫氏の御尽力に厚くお礼申上げる．また，筆者の系統学にたいする理解は，昆虫分類学若手懇談会の活動によって啓発されるところ大であった．同会の活動を推進された諸氏に感謝と敬意を表する次第である．

## Ⅰ．緒　　論

### 1．経　　緯

アゲハチョウ科の分類は，Munroe（1961）によってかなりのまとまりを見るにいたったが，分類学的にも未完成の部分が残っており，系統学の観点からはなお不十分である．翅の色斑の解析例は少く，Eimer による *Graphium*（*Pazala*）*alebion* や Sueffert による *Iphiclides podalirius* の例（江崎，1941による），Verity（1905〜11）の旧北区産16種の解析例を知るのみである．

筆者は，かつて故溝口修氏等と共同でギフチョウ族 Zerynthiini の色斑解析を行い（日浦・溝口・溝口，1959），またアゲハチョウ科の翅脈相を論じたことがある（日浦，1966）．しかしながら，そのいずれにも未熟な点が多く，両者について三枝（1973）の，後者については牧林（1978）の批判を受けた．

三枝（1973）は，Zerynthiini をふくむウスバアゲハ亜科 Parnassiinae の祖先的色斑と翅脈相・翅形を推定し，ギフチョウ属 *Luehdorfia* の色斑を解析した．さらに三枝等（1977）は同じ考えにもとずき，アオスジアゲハ亜属 *Graphium*（*Graphium*）24種の色斑解析を行い，亜属内の系統再構成に役立てた．この三枝モデルはおおむね正鵠を射たものと評価されるが，なお改訂を要すると思われる．

最近，発生学の分野では，紋様形成に関する論議が盛んである．筆者はそれに刺戟を受け，翅の紋

様解析の重要性を再認識し，これがアゲハチョウ科の系統進化像の確立，とくに種分化がいちじるしく，従来困難であった真正アゲハ属 *Papilio* の系統再構成に有効であると確信するようになった．アゲハチョウ科は，MUNROE (1961) によれば3亜科，5族，24属，536種からなる大群である．一挙に検討することができないので，本報ではウスバアゲハ亜科のみを扱うことにする．

## 2. ウスバアゲハ亜科の翅の祖先的形質，とくに色斑の祖先的状態の推定

HENNIG (1965他) の提唱した分岐学の方法は，動物の系統を現生種の形質の比較から再構成する場合，現在もっとも合理的かつ厳密な方法と思われる．ただし，これを実際に特定の動物群に適用する場合，つねに問題となるのは，単位形質の状態 (plesiomorph か apomorph か) の判定の基準である．この判定を誤れば間違った系統の再構成をもたらすし，判定を曖昧にすれば形式論理的な循環論に陥る．矢田 (1979) が指摘したように，構成された系統進化像にたいするチェックをくりかえしながら，正しいものに接近していくべきであろう．ここでは三枝 (1976) の論議などを参考にしながら，ウスバアゲハ亜科の翅の諸形質の祖先的状態を推定する．

### A．翅の紋様の発生過程

翅の外部形態は，①翅膜，②翅脈，および③鱗粉，の三大要素に分類できるであろう．このうち，色斑の直接的かつ主要な担い手は鱗粉である．

先学の教えるところによれば，翅芽は表裏2層の細胞層からなる袋で，5令幼虫期までは体内に陥入しているが，5令末の前蛹期に外へ反転して古いクチクラ層の下に出る．蛹期には翅は蛹の腹面をおおい，体の外側から内方へ，前翅表面，前翅裏面，後翅表面，後翅裏面の順に重なる4層の表皮細胞層として配列される．非休眠蛹では蛹期のはじめに，それぞれの表皮細胞層から鱗原細胞が分化し，これが一連の細胞分裂をへて造鱗細胞と造鞘細胞を生じ，前者は鱗粉に，後者は鱗粉を翅膜に固着させるソケットとなる．つまり1個の鱗粉は1個の細胞であり，剛毛等と相同のものである．鱗粉の全翅膜面上における配置と，形態的分化は，未知のパターン情報によって決定される，といわれている．

ウスバアゲハ亜科の鱗粉には，扁平でなく毛状で長形のものと，扁平で短かいものの別があり，前者を毛様鱗，後者を普通鱗と呼ぶことにする．毛様鱗は翅の基部で密生し，かつ長毛状で，外縁部に向って数と長さを減じる．普通鱗は翅の基部から外縁に向って形態に変化がほとんどないか，あるいは変化があっても多くの場合漸移的かつ微弱である．ただし外縁にいたって急激に変形し，長さがいちじるしく長大となるとともに，先端がつよく深裂する (縁毛鱗とよぶことにする)．いっぽう，翅の前後方向の変化に着目すると，普通鱗は翅脈に接近すると細長くなり，かつ先端がやや深裂する傾向がみられる (翅脈鱗とよぶことにする)．したがって普通鱗は，室域鱗—→翅脈鱗—→縁毛鱗の順に大形化・深裂化する．(Figs. 1—2)

以上のような毛様鱗と普通鱗の翅膜面上での分布と形態的変化は，翅の基部から外縁に向う極性と，翅脈 (で代表される内部構造のパターン) によって影響を受けていると考えられる．翅脈相 (当然翅形も) は前翅と後翅とでは違うので，翅膜面における鱗粉の配列と形態的分化は次のように整理される．

Figs. 1-2. 1. Structure of wings of Parnassiinae showing the terms used in the present paper.
2. Distribution of specialized scales on the wing surface of Parnassiinae.

色斑の主要な担い手は，毛様鱗でなくて普通鱗である．普通鱗の色彩は，鱗粉自体が色素の前駆物質を含有している場合と，鱗粉が形成されてからのち色素前駆体が中へ送りこまれる場合と，両方の前駆物質が重複しあるいは反応しあう場合と，さらに本来の色彩が鱗粉の微細構造による変化（たとえば干渉）をうける場合と，四つのケースが想定されるが，ウスバアゲハ亜科の場合，詳細は不明で

ある．普通鱗の中で形態的に分化している縁毛鱗や翅脈鱗の色彩がのこりの室域普通鱗と同じであるところから，一応，鱗粉自体の分化・配列パターンと，最終的に発現した色彩のパターンとは相対的に独立していると考えられる．

梅鉢（1972）によれば，アゲハチョウ科の黒色鱗と黄色鱗，ギフチョウ *Luehdorfia japonica* の赤色鱗，およびモンキアゲハ *Papilio helenus* の後翅裏面中央白斑の白色鱗の色彩の担い手である色素は，黒色鱗ではチロシン代謝産物のメラニン，黄色鱗ではチロシン代謝産物とトリプトファン代謝産物の複合，赤色鱗はトリプトファン代謝産物，そして白色鱗はおそらくトリプトファン代謝の産物であるという．

ウスバアゲハ亜科の鱗粉の双眼実体顕微鏡による観察では，後述するように*Archon* や *Parnassius* をのぞき，これら黒色鱗・黄色鱗・赤色鱗の間に形態的分化はほとんどみとめられない．したがって普通鱗の形態形成が終ってから，それと関連しながらも相対的に独立したパターン情報によって各鱗粉の色彩決定が行われるのでないか，と推定される．

**B．基本的色斑の推定**

①縁毛鱗を例外にして，普通鱗の大きさは鱗翅目を通じて極端な差があるとは考え難い．したがって小形の種では翅１枚あたりの鱗粉の数は少く，大形の種では多いであろう．アゲハチョウ科は鱗翅目の中で二門亜目 Ditrysia にぞくし，この類の中ではもっとも大形の群のひとつである．一方，二門亜目中原始的とされるヒロズコガ上科 Tineoidea およびその近縁群はいちじるしく小形である．小形の祖先群が大形化してアゲハチョウ科に進化する過程は，当然翅あたりの鱗粉総数の増加過程であった．このとき，小形の祖先群にあった原始的色斑は，そのまま拡大されてアゲハチョウ科祖先種の色斑になったとは考え難い．量（鱗粉総数）の増加にともなう質（色斑）の変化が，前後それぞれの翅において生じたと考えるべきであろう．この場合，一枚の翅の内部においても，相対的に大形化の進んだ部位では色斑の再編成がスムーズに進行し，相対的に大形化しなかった部位では編成が停滞したであろう．

この考えにもとずき，原始的二門亜目の代表としてのヒロズコガ上科とアゲハチョウ科を比較すると，大形化は前翅では中室とＲ２脈からＭ２脈にかけての部位，後翅ではＭ２脈から CuA2 脈にかけての部位で顕著であった，と推定される．前翅前縁部では，おそらく飛翔力の強化を目的とした翅脈（Sc～Ｒ２）の接近のために，翅は縦方向には拡大したが横方向には圧縮された．前翅後半（Ｍ２から２Ａ脈にかけて）は相対的に短縮している．したがって後二者ではアゲハチョウ科としての基本的色斑は発露され難かったであろう．後翅中室はヒロズコガ上科では翅長の3/5に達するが，アゲハチョウ科では1/2に達しないことが多い（ただし尾状突起をのぞく）．したがって後翅中室域は相対的に短縮する方向に進化したと考えられる．後翅前縁域も相対的に短縮され，後翅後縁域は相対的短縮とアゲハチョウ科に固有の内縁褶の形成によって影響をうけたと考えられる．

以上のことから，前翅中室およびＲ２脈～Ｍ２脈域，後翅Ｍ２脈～CuA2 脈域にアゲハチョウ科の基本的色斑がもっともよく保存されるのであり，これらの部位の色斑をもとにしてアゲハチョウ科の基本的色斑を再構成すべきである，と考える．

②基本的色斑は原始的な属によく保存されることが多いであろう．原始性の決定は形態学的論拠を除外しなければ，形態を論じる場合，循環論に陥る．Munroe（1961）の分類表によれば，アゲハチョウ科24属のうち，属のふくむ現生種が１種(単型)ないし２～４種(寡型)であり，かつ属の地理的分

布圏が狭少であるのは，*Bhutanitis, Luehdorfia, Parnalius, Allancastria, Archon, Hypermnestra, Teinopalpus, Euryades, Cressida, Protographium, Iphiclides, Lamproptera, Meandrusa, Baronia* の14属である．これらの単型〜寡型•狭分布属は，(1)地史的過去に繁栄したもののレリックであるか，(2)繁栄することなく局地的な条件とむすびついて特殊化したか，あるいは(3)新しく分化して未だ広分布するに到らぬものであるか，のいずれかであると考えるのは妥当な解釈であろう．

アゲハチョウ科の 3亜科のうち， 1属1種からなり系統的位置の考察が困難なメキシコアゲハ亜科 Baroniinae をのぞくと，単型ないし寡型•狭分布属はアゲハチョウ亜科で7属，ウスバアゲハ亜科で6属ある．いっぽう，現在までに化石が発見されているアゲハチョウ科は3例にすぎず，1例はアゲハチョウ亜科の *Papilio** で新しい更新世のものである．のこり2例は漸新世(南フランス)の *Thaites* と中新世(イタリー)の *Doritites* で，いずれもウスバアゲハ亜科にぞくする絶滅属である．このような古生物学上の証拠から，アゲハチョウ亜科のそれは別として，ウスバアゲハ亜科の単型・寡型諸属は，上述の(1)か，または(2)の性格のものであって，けっして(3)初期固有の性格の属ではないと考えられる．また，現在のウスバアゲハ亜科を構成する7属中，多型で広分布なのは *Parnassius* ただ1属にすぎず，のこり6属がひとしく単型〜寡型かつ狭分布である事実は，この推定を裏づけるものである．

次に，過去に繁栄したもののレリックであるか，あるいは繁栄することなく特殊化したものであるかの判定は困難であるが，古い起源であることが明らかな一群内の単型〜寡型諸属の多くに共通する形質状態は原始的状態であり，孤立してみられる形質状態は特殊化した状態である，という判断も妥当なものであろう．

③*Parnassius* をのぞくウスバアゲハ亜科の諸属に共通する色斑，とくに前項でのべた前翅中室およびR2脈〜M2脈域と後翅M2脈〜CuA2脈域の色斑は，黄色条と黒色条，ときに赤色条の縞模様であり，かつその縞模様が翅脈と直交し，翅の外縁に平行するという性格をもっている．したがってこの形質の状態がウスバアゲハ亜科の色斑の原始的状態であったと判断される．ウスバアゲハ亜科の祖先種の色斑は，翅の基部を中心点とし，外縁に平行な，黒色条，黄色条，ときに赤色条からなる縞模様が翅膜の全面をおおっていた，というものであったと推定される．

であるならば，どのような縞が基本であったのであろうか．

節足動物をつうじ，同規的な体節構造が異規化することによって進化したことは明らかである．昆虫においても同様であり，昆虫の翅という器官内部のパターンにおいても，同規性から異規性への変化が一般的進化方向と考えられる．同規的色斑とは多数の色条の存在であるから，現生する諸属中，もっとも多数の色条を具えるものをもってウスバアゲハ亜科の原始的色条（数）とすべきである．

古く VERITY (1905〜11) はアゲハチョウ科の基本的色斑として12本の黒条を認め，それらを基部から外縁へⅠ〜Ⅻの符合で呼んだ．三枝 (1973) は同じく12黒条を認めたが，VERITY のモデルを改訂して前翅中室内の4黒条をW・X・Y・Z，それ以外の黒条を1〜8として区別した．両者の扱いに共通するのは，中央に赤色紋をもつ黒条を1本と勘定したこと，中室外端脈 dc をふくむ黒条を2本と考えたこと，縁毛鱗の生ずる最外縁に淡色条を認めなかったこと，および黄色条に命名しなかったことの4点である．

* 塩原湖成層からのミヤマカラスアゲハ *Papilio maackii* と推定される種.

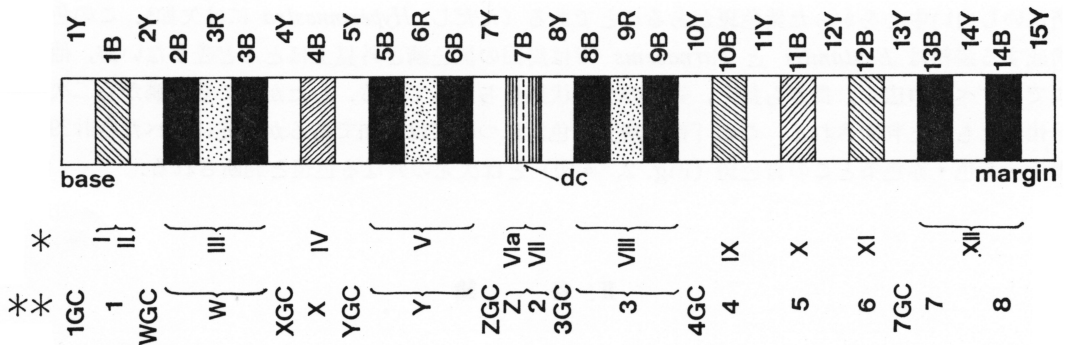



Fig. 3. Schematic arrangement of colour streaks and their terms of Parnassiinae in comparison with those of VERITY's (*) and SAIGUSA's (**) model.

色斑の直接の担い手は普通鱗であり，先に簡単に紹介したように普通鱗が未知のパターン情報によって夫々ちがった色素を集積して発色し，しかも色素の代謝経路が黒色鱗・黄色鱗・赤色鱗で互いに脈絡があるのであるから，これら3種の色彩をもつ普通鱗(とその集合があらわす色条斑)は互いに同格である*．したがってその色が黒色であると否とを問わず，命名して区別する必要がある．VERITY のⅢ・Ｖ・Ⅷ,三枝のＷ・Ｙ・３の黒条は，それぞれ２本の黒条とそれらがはさむ１本の赤色条とに分けて考察すべきである．

④日浦他（1959）でも，三枝（1973）も，ひとしく *Bhutanitis lidderdalii* の裏面の黒色条を基準にして基本的黒条数を推定した．それはこの種の，とくに前翅中室域と後翅裏面の６室から７室に，全アゲハチョウ科をつうじてもっとも多数の条がみられるからである．ただし前翅においては，*B. lidderdalii* は赤色条がみられず，この点では *Parnalius rumina* が多数の色条を残していると考えられる．そこで本報では，この両種の色斑を組合わせて，14本の黒色条とそれに隣接する15本の明色条（黄色条と赤色条）からなる合計29本の色条がウスバアゲハ亜科の基本的色斑であると想定した．上の Fig. 3ではこのモデルと呼称を示すとともに，VERITY や三枝の呼称と対比した．新しいモデルでは，中室外縁脈（dc）を横切る黒条を１本と勘定してある（７Ｂ)．７Ｂの中には往々にして明色条があらわれるが，これは脈 dc の作用による二次的な変化であると考えられる．蛹期または成虫期の気管（ひいては翅脈）による基本的条斑の分割は，前翅中室や後翅中室においても縦方向にしばしばみとめられるからである．

鱗翅目全体をつうじ，条斑は dc を中心にして内外両方向へ相称的に配置される傾向が，これまでしばしば指摘された．筆者のモデルにもその傾向がみとめられる．ただし，３Ｒに対応する第12明色条は赤色でなくて黄色である（12Ｙ)．また黒色条は外側で１本多いことになる（１Ｂに13Ｂと14Ｂが対応する)．

⑤ウスバアゲハ亜科をつうじ特徴的な色斑は，以上のほかに後翅の１b 室から５室にかけて，青色

* ただし，チロシン代謝（黒色を発現）とトリプトファン代謝（赤色を発現）のどちらが系統発生上先行したか，という問題が残る．これについては生化学からの情報を筆者は知らない．おそらくアゲハチョウ科の科分化以前の問題であろうと思われる．

斑ないし白い中心をもった紫色斑があることである（ただし *Hypermnestra* には欠如）．この色斑を構成する鱗粉は *Bhutanitis* と *Parnassius* では周囲の黒色鱗と外見上ほとんど差がないが，他の諸属ではすべて巾広く，長さも長く，先端の分岐状態もちがっている．したがって普通鱗から二次的に分化したものと判断される．この「青色鱗」の色素については未知であるが，先にのべた合計29本の黒色・黄色・赤色条とこの青色斑（Fig. 2，＊印）とは次元の異なる色斑と判断される．

## Ⅱ．各　　論

以下，ウスバアゲハ亜科の各属について，可能なかぎり多数の雌雄標本を検討し，Fig. 3にしめした色斑モデルを基本にし，各室域ごとに検討し，基本的色斑のもっともよく保存されている部位を組合わせ，前後翅・表裏について属としての基本的色斑のパターンを構成する．その結果は Figs. 4～12に示した．また，表裏を区別せず，同様な操作によって構成した色斑を Figs. 14～22 に示した．多数の種を擁する属では特定の種のみに，また多数の亜種に分化している種では特定の地理的亜種のみに，またその中でも少数の個体のみに，正常な個体変異の埒内で基本的色斑があらわれることがある．これらをすべて拾いあげた．

このような手法で構成された色斑は，各々の属が，属としての分化を完了した時点で祖先種（基幹種）が保有していた形質の状態を近似的に表現している，と考える．この方法では，①所属する現生種の数の少ない属や，②地理的変異の乏しい属や，③所検個体数の少ない属では，形質分布の原始的状態の再構成が不十分となる危険性をともなうものである．①と②は，現生種にもとずいた解析という方法のもつ限界である．

各属について，所属する種を列記し，種名の次のカッコ内に検討できた性を記し，**A**．翅脈および翅形と，**B**.普通鱗の形態的分化を簡単にのべ*，**C**．色斑を記載する．ただし鱗粉の形態は概形を示すにとどめ，微細構造の検討は将来に残した．また，これ以外に，翅膜面上における鱗粉の配列パターンという問題があるが，この問題についてはソケットの配列に着目した新川（1980）の卓抜な研究が進行中でであるので，意識的に除外した．

標本を入手できなかった種については各種出版物の原色図版や，Ackery（1975）の黒白写真を参考にした．また学名は Ackery（1975）に，属の和名は三枝（1973）にしたがった．

### 1. ***Bhutanitis* Atkinson シボリアゲハ属** (Fig. 4，Fig. 20)

*B. lidderdalii* Atkinson（♂♀），*B. ludlowi* Gabriel（なし），*B. thaidina* Blanchard（♂）

**A**．亜科中，例外的に大形．前翅は長卵形で中室長は翅長（R 3 脈端まで，以下同様）の57％をしめ，亜科内では中庸，前後巾（1 b脈端から，基部とR 3 脈端を結ぶ線に下ろした垂線沿いに測定，以下同様）は全長の49％で亜科中もっとも狭い．脈相はきわめて安定し，R脈は10♂5♀で変化が認められなかった．2脈が後方へ，4脈が前方へ湾曲する傾向がある．いわゆる中脈分枝 ms が裏面にみとめられ，表面はこの部分が凹む．

---

＊ 普通鱗の形は Fig. 4～12 に示した．すべて同一倍率で描いたものである．

後翅の外縁は各室でよわく湾入し，2，3，4 脈は突出して尾状突起となる．中室は4脈長（尾状突起をのぞく．3室端中央と4室端中央を結ぶ線までを測定，以下同様）と等長．基室は巾広く，8脈は短くて外縁に達しない．7脈が前方へ湾曲するため7室は外方で巾狭くなる．短い痕跡的な1a 脈（2A）がみとめられる．

**B**．普通鱗は両側縁がやや平行で，細長い「サクラの花弁」型，先端の分枝は鈍頭，翅の表裏で形に差がない．黒色鱗で先が3分岐，黄色鱗で2分岐する傾向がある．縁毛鱗は短かく，0.5mm に達するのみ．後翅青色斑は中央部の白色鱗（透過光線の検鏡で淡桃色に見える）とその周囲の紫褐色鱗の別があり，周囲の黒色鱗にくらべて先端の分枝が尖る傾向があること，および白色鱗のサイズが小さいという特徴をもつが，他属のそれと比べて青色斑構成鱗の普通鱗との分化は軽微である．

**C**．前翅は赤色条を欠き，2Bと3B，5Bと6B，8Bと9Bはそれぞれ合体して1黒条となる．外縁黒条（13+14B）はいちじるしく巾広く，かつ裏面では前後に2分される．以上の特化をのぞけば基本的条斑はよく保持され，とくに他属では融合する傾向がつよい10B，11B，12Bの3本の黒条は，裏面において完全に分離している．表面では11Bと12Bが融合するが，最近タイ北部で発見された *B. lidderdalii ocellatomaculata* IGARASHI, 1979 のみは，分離した状態を保持している．

後翅でも赤色条3Rと6Rが消失し，2Bと3B，5Bと6Bが融合する．中室内の各黒条は裏面で気管位置で縦に分割される．7Bはいちじるしく発達する．9Bより外側の基本的条斑は4〜6室においてよく保持され，*lidderdalii* 裏面では10B，11B，12B，13B，14Bの各黒色条は分離するが，*thaidina* と *ludlowi* では13Bと14Bが融合する．1〜3室では13Yが橙色となり，外方に拡大し，これに圧された形で13Bと14Bが融合し，かつその巾が細くなる．1〜3室では9Bから12Bまでの融合がみられ，かつ融合黒色帯の中に青色斑がある．この青色斑を構成する鱗粉が9B〜12Bのどの条の鱗粉が特化したものであるかを決定することは非常に困難である．*thaidina* 1♂の観察では，裏面2，3室の青色斑は9B〜12B帯の内方⅓に位置し，その外方に翅脈から室域内部に向って細まる2条の黄色斑がみとめられる．これら2条は，その位置から判断して11Yと12Yである．2室の青色斑は11Yの位置にあり，かつ周囲を黒色帯で囲まれることから，青色斑は11Yもしくはその内方の10B由来と考えられる．*Bhutanitis* の青色斑は鱗粉の項でのべたように内側から外側へ白色鱗，紫褐鱗，黒色鱗という三重の眼状紋構造をもっているので，本報では11Y由来の青白色鱗を中心としてその周囲を10Bか11B，もしくはその両者がとりまいて形成されたものと判断しておきたい．このような複数の条起源の眼状紋形成は，鱗翅目とくにアゲハチョウ上科の各群にひろくみとめられる現象である．*lidderdalii* では11Y，12Yと判断される小黄条は3室でのみ見られ，*Bhutanitis* 属全体で青色斑は1〜3室のみに現われ4室より前方に現われないこと，および1室の9B〜12B黒色帯に黄色斑をまったく欠くことから，9B〜12Bの融合化と青色斑の出現は肛角（1室）から前縁に向って進行する性質のものと考えられる．9Rは6〜8室で消失する．

全体として黒色条が拡大し，黄色条が縮小するのがこの属の特徴である．

## 2. *Luehdorfia* CRÜGER ギフチョウ属（Fig. 6，Fig. 22；Table 1）

*L. chinensis* LEECH（♂♀），*L. puziloi* ERSCHOFF（♂♀），*L. japonica* LEECH（♂♀）

**A**．中形．前翅は直角二等辺三角形に近く，中室長は翅長の61%で亜科としては中庸，前後巾は全長の63%で亜科中もっとも巾広い．M1脈の分岐位置には変化があり，アジア大陸産の *puziloi* 29頭

での検査結果は Table. 1のようであった．中脈分枝を欠く．

後翅の外縁は各室で湾入し，4脈のみが突出して尾状突起となる．1b 脈は2脈よりもいちじるしく短かく，その間は深く湾入し，2脈端の内方に舌状の突出部がある．中室は4脈長よりやや長い（42：39)．基室は狭く，8脈は長くて外縁に達し，7室はほぼ等巾で終る．短い痕跡的な1a 脈がみとめられる．

**B**．普通鱗は先で拡った花弁型，先端の分岐数は *Bhutanitis* より多く4～5分岐，分枝の先端は鋭頭，翅裏面の鱗粉はわずかに鈍頭となる．色条による鱗形の差はない．縁毛鱗は中庸長で 0.7mm に達する．後翅の青色斑を構成する鱗粉は透過光線の検鏡で無色であり，周囲の黒色鱗にくらべていちじるしく大形，かつ先端に分岐がほとんどない（微細な櫛歯状の突起を列生する)．

**C**．前翅に赤色条を欠く．(ただし，5＋6Ｂ中に赤色大型の鱗粉を少数混えることがあり(Fig. 6のR)，これが赤色条の痕跡である疑いがある)．8＋9Ｂは4脈を境にして急激に内外方向にずれる．10Ｙよりも外縁側には4本の黒条がある．最外縁の黒条は少数の黄色鱗によって内外に2分される傾向をもつ個体があり，この点を重視すればこの条が13＋14Ｂということになり，残る内方の3黒条は夫々10Ｂ，11Ｂ，12Ｂとなる．すると，亜外縁の黄色条は12Ｙとなり，他の属では亜外縁黄色条はすべて13Ｙであるので，*Luehdorfia* だけが例外ということになる．一方，次にのべる *Yunnanopapilio* では，*Bhutanitis* にみられる独立した10Ｂ，11Ｂ，12Ｂの三黒条のうち，外方の11Ｂと12Ｂが後方から前方に向って融合する途中の状態がみられる．したがって三枝(1973) の解釈のように，*Luehdorfia* 裏面の外方4黒条を10Ｂ，11+12Ｂ，13Ｂ，14Ｂとし，亜外縁黄色条を13Ｙと判定する方が正しいであろう．

後翅は3Ｒを欠き，中室では翅の基部から3Ｂまで，1室では基部から7Ｂまで，黒条が融合する．7Ｂは中室内で縦に分割されることなく，かつ4室よりも前方では dc の外側にあらわれない．9Ｒは6～8室で消失し，8＋9Ｂは6脈を境にして内外にずれる．1～5室では9Ｂから12Ｂにかけての黒帯が融合し，青色斑は1室から5室まで現われる．9Ｂの発達わるく，かつその外方に10Ｂ由来と思われる黒色鱗と10Ｙの黄色鱗が入り混ったゾーンがあり，その外方に青色斑をとりまく黒色部があるという配列をしめす．13Ｙは裏面においてすべての種が，表面では *japonica* のみが橙色となる．

全体として黒色条と黄色条は同巾で，「ダンダラチョウ（*L. japonica* の古い和名)」の印象を与え，各黒色条は三枝（1973）が指摘したように，後翅肛角を中心とし，前翅前縁へむかって放射状に分岐するように編成されているのが本属の特徴である．この全体色斑は，成虫の活動期である春の枯れた植物が多い環境にあって，美事な「まぎれ効果」を発揮する．

### 3. ***Yunnanopapilio* gen. nov. ウンナンシボリアゲハ属** (Fig. 5，Fig. 21)

*mansfieldi* Riley は大英博物館に所蔵されるただ1頭の♀標本が知られるのみで，これまで *Bhutanitis* に所属させられていた．この種の翅形および色斑は基本的に *Bhutanitis* のそれであるが，①後翅肛角がいちじるしくえぐれ，2脈端内方が舌状に突出すること，②後翅 dc は3・4脈間にくらべて4・5脈間がいちじるしく短かいこと，③後翅8脈先端はやや外縁に近ずき7脈は6脈と平行するため7室の巾が外縁でも狭まらぬこと，④前翅裏面では11Ｂと12Ｂが融合する傾向があり，10Ｂと11＋12Ｂは1b・1c 室で融合すること，⑤後翅7Ｂが4・6室で消失し，5室でも退化すること，等 *Luehdorfia* と共通する性格を具えており，*Bhutanitis* と *Luehdorfia* の中間的な性格の属として独立

させるべきである．⑥爪が左右相称，⑦♀が交尾後付属物を具えていることも *Bhutanitis* にはみられぬ形質で，本属の雄（未発見）の交尾器には *Luehdorfia* と共通する構造と機能が一部具備されていると推定される．

Ackery (1975) の写真から判断すると，前翅中室長は全長の60%で *Bhutanitis* より相対的に長くて *Luehdorfia* と共通し，前後巾は全長の49%で *Bhutanitis* と同様である．後翅中室長は 4 脈長よりかなり短い（47：54)．これは *Bhutanitis* とも *Luehdorfia* とも異なる特徴である．

Table 1. Infraspecific variation of the venation in forewing M1 among several species of the genera of Parnassiinae. A, M1 arising from dc; B, M1 arising at anterior corner of DC; C, M1 stalked with R4+5.

| type | | A | B | C |
|---|---|---|---|---|
| *Luehdorfia puziloi* | ♂ | 8 | 1 | 4 |
| (ssp. *puziloi* and *coreana*) | ♀ | 13 | 2 | 1 |
| number of specimens examined | | 21 | 3 | 5 |
| *Parnalius rumina* | ♂ | 7 | 3 | 1 |
| | ♀ | 4 | 0 | 2 |
| number of specimens examined | | 11 | 3 | 3 |
| *Parnalius polyxena* | ♂ | 3 | 2 | 17 |
| | ♀ | 12 | 1 | 6 |
| number of specimens examined | | 15 | 3 | 23 |
| *Allacastria ferdinandi* | ♂ | 2 | 0 | 0 |
| | ♀ | 3 | 0 | 0 |
| number of specimens examined | | 5 | 0 | 0 |
| *Allancastria cerisyi* | ♂ | 13 | 1 | 0 |
| | ♀ | 1 | 0 | 0 |
| number of specimens examined | | 14 | 1 | 0 |
| *Archon apollinus* | ♂ | 2 | 1 | 0 |
| | ♀ | 2 | 1 | 1 |
| number of specimens examined | | 4 | 2 | 1 |

### 4. ***Parnalius*** **Rafinesque** (＝***Zerynthia*** **Ochsenheimer**) **タイスアゲハ属** (Fig. 7, Fig. 17; Table 1)

*P. rumina* Linnaeus (♂♀), *P. polyxena* Denis et Schiffermüller (♂♀)

**A**．小形．前翅はやや長卵型で，中室長は全長の66%で *Allancastria* とともに亜科中もっとも長い．前後巾は全長の58%で *Luehdorfia* に次いで巾広い． M 1 脈の分岐位置は変異があり，♀では中室から派生する傾向があるが，雄ではＲ３～Ｒ５脈の共通柄から派生する個体がはるかに多い (Table 1)．中脈分枝はない．

後翅外縁は各室で湾入するが，各脈端の突出は一様によわく，特別な尾状突起を形成することがない．中室は４脈長と等長．基室は狭く，８脈は外縁に達し，７室は等巾．

**B**．普通鱗は巾広く，先端は中高となる傾向があり，先端の分枝は短い．縁毛鱗は中庸長で0.7mmに達する．後翅青色斑の鱗粉はいちじるしく大形で，先端は分岐する． *rumina* の前翅６～８室には透明な，いわゆる「窓」斑があるが，これはこの小部分でのみ表裏の普通鱗が巾を減じ，鱗粉間に隙間を生じるためである．

**C**．前翅の赤斑は，とくに *rumina* でよく発達し，３Ｒ，６Ｒ，９Ｒすべてがみられる．10～12Ｂは融合し，解析は困難である．外縁黒条（13＋14Ｂ）は内方につよく湾入し，半月～三角形の15Ｙを抱く．８Ｂ＋９Ｒ＋９Ｂ条は４脈を境にして内外につよくずれる．

後翅では３Ｒがあり，中室内では７Ｂとともに気管によって縦に分断される．７Ｂは dc の両側でよくみとめられる．９Ｒは円形で，１ｂ～６室と７室にあるが，前者では赤斑の外側で９Ｂから12Ｂ

Figs. 4–12. Schematic patterns of colour streaks of the genera of Parnassiinae, variation of normal scales of each streak are shown. 4, *Bhutanitis*; 5, *Yunnanopapilio*; 6, *Luehdorfia*; 7, *Parnalius*; 8, *Allancastria*; 9, *Sericinus*; 10, *Archon*; 11, *Parnassius* and 12, *Hypermnestra*. Those with asterisk are the special scales forming the blue spots.

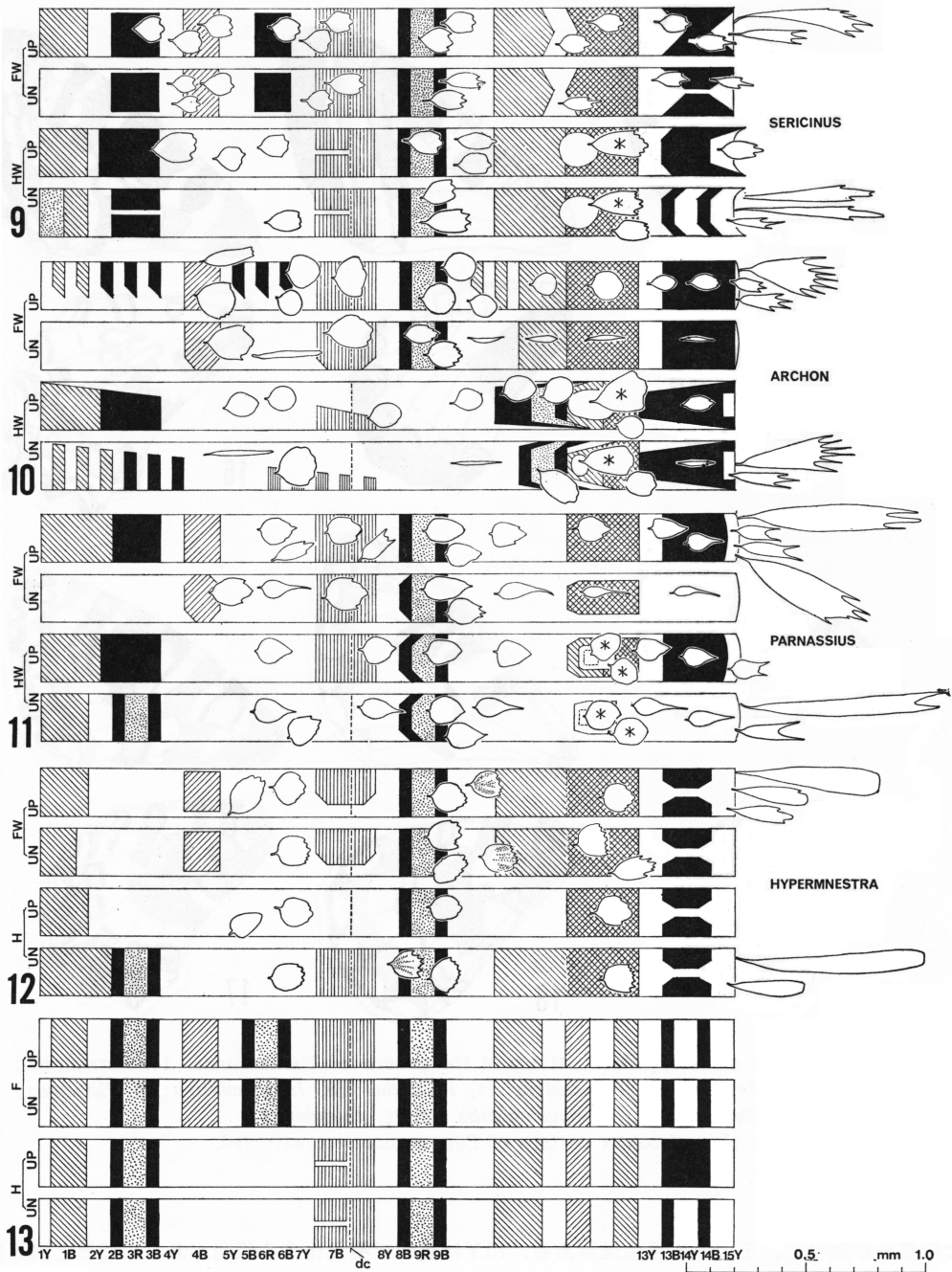



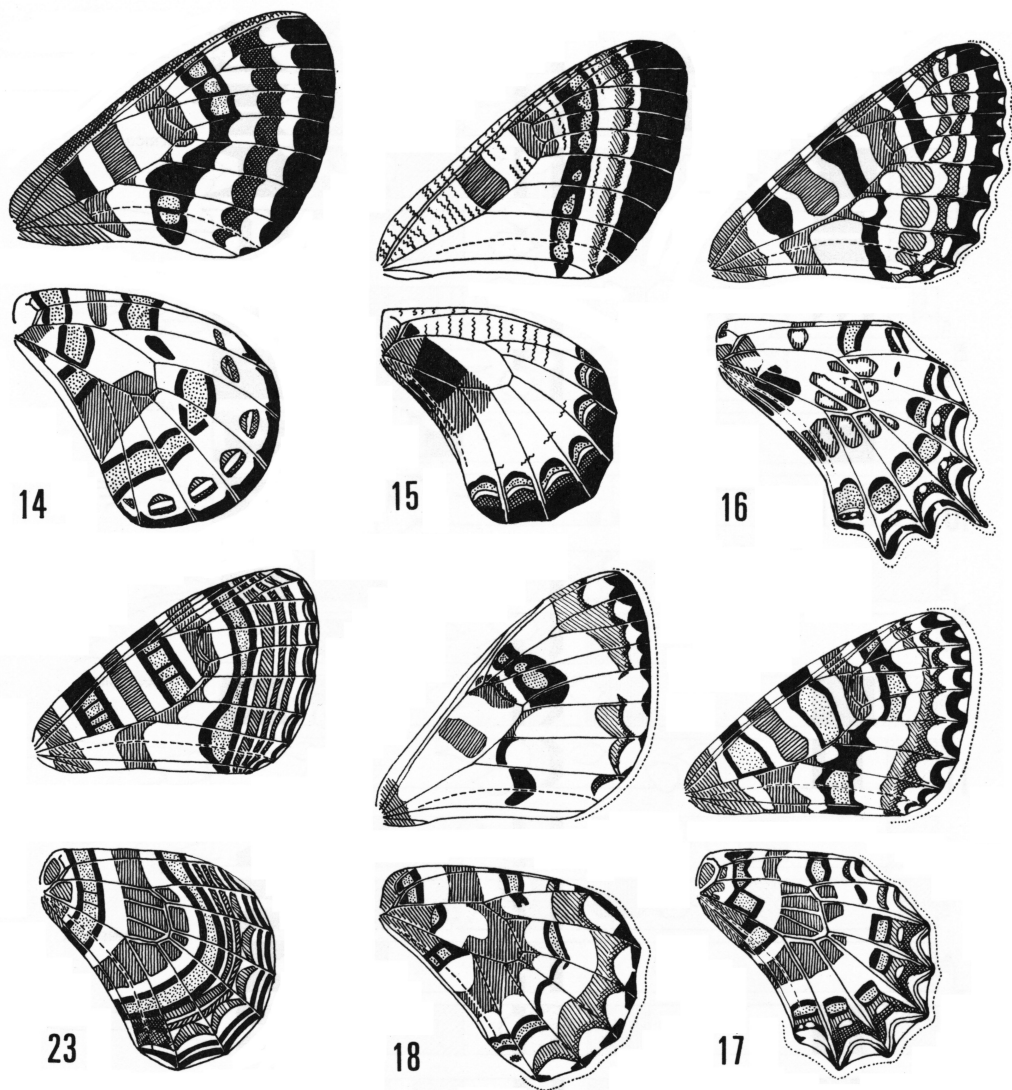
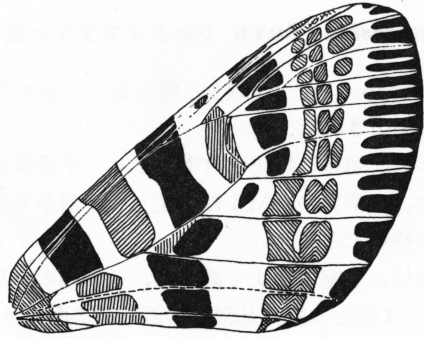
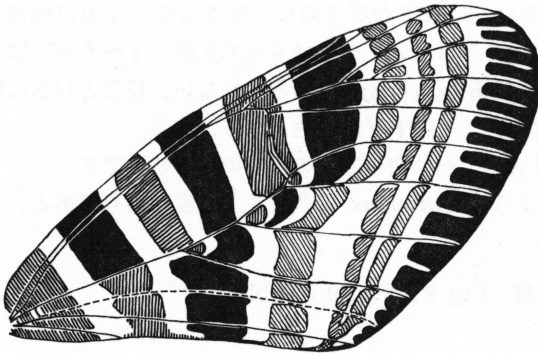
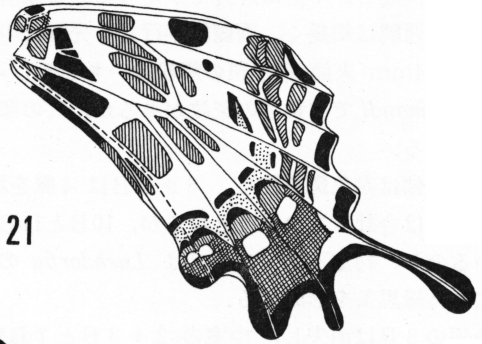
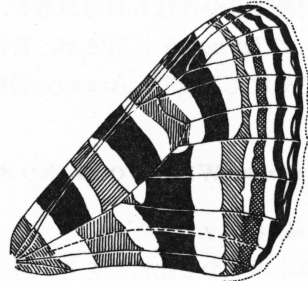
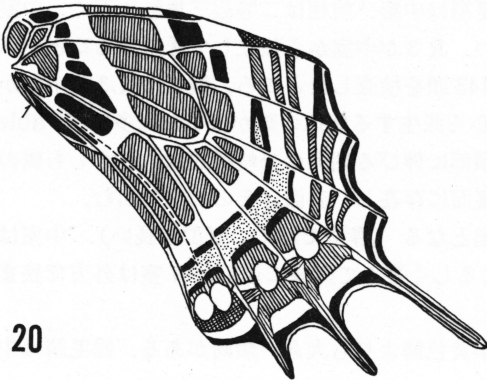
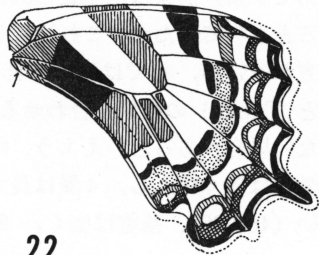
Fig. 13. Schematic pattern of colour streaks of Parnassiinae reconstructed from Figs. 4～12.

Figs. 14–22. Basic plans of colour pattern of the genera of Parnassiinae. 14, *Parnassius*; 15, *Archon*; 16, *Allancastria*; 17, *Parnalius*; 18, *Hypermnestra*; 19, *Sericinus*; 20, *Bhutanitis*; 21, *Yunnanopapilio* and 22, *Luehdorfia*.

Fig. 23. Basic plan of colour pattern of Parnassinae reconstructed.

までの黒条が融合し，その中に青色斑がある．13Yは裏面で橙色化する傾向がある．13Bと14Bは分離し，かつ内方へ湾入する．裏面の黄色帯（中室の4～6Y，8Y，15Y）は白色化する．

全体として前翅では条斑が基本であるが，後翅では黒条が点斑化し，外縁条が波状となるのが本属の特徴である．

19
21
20
22

### 5. ***Allancastria* BRYK シロタイスアゲハ属**（Fig. 8，Fig. 16；Table 1）

*A. cerisyi* GODART（♂♀検）1種とされてきたが，最近亜種 *ferdinandi* STICHEL（♂♀検）を独立させる見解が出された．

**A．** 小形．前翅は二等辺三角形に近く，中室長は全長の65％で，亜科中もっとも長い．前後巾は全長の52％で，やや狭い．M 1は安定して中室から出る．外縁が各室で湾入する形質は，亜科中この属だけがもつ特徴である．

後翅外縁は，各室でつよく湾入し，4脈端のみ短い尾状突起を形成する．中室は4脈長よりも長い（42：34）．4脈と5脈は基部で接近し，5脈と6脈の間隔は非常に広い．基室は狭く，8脈は直線状で外縁に達し，7室は外方でかえって拡る傾向がある．

**B．** 普通鱗は細長く，両側縁平行し，先端は中央で突出し，ほとんど分枝しない．縁毛鱗は非常に短く，0.4mm 未満．青色斑の鱗粉はいちじるしく長い．前翅裏面6〜8室の12Yに *cerisyi* では橙色の，*ferdinandi* では黄色の斑紋があるが，この部分には普通鱗に混り，より長い，先端分岐の顕著な鱗粉がある．

**C．** 前翅は赤色斑を欠く．8＋9Bは4脈を境に内外にずれ，3室ではおそらく欠如．10B，11B，12Bは合計2本の黒条となるが，10Bと11Bが融合しているのか，それとも11Bと12Bが融合しているのか，判定不能．ここでは *Luehdorfia* の例にならい，前説を採った．13Bと14Bは融合して巾広い外縁黒条を形成する．

後翅の3Rは消失し，中室の2＋3Bと7Bは夫々気管位置で縦に分断される．7Bは発達するが，各斑の内部が黄色化するという特性をもつ．8Yは広い．9Rは6室で欠除．1〜5室では9B〜12Bが融合し，小形の青色斑が *ferdinandi* にはあり，*cerisyi* ではみられない．13Bと14Bは融合し，かつ前後に2分される傾向がある．裏面の4〜7Yと8Yは白色となる．

全体として *Parnalius* に似るが，黄色域が拡大し，かつ白っぽいのがこの属の特徴である．多くの特化形質をそなえるので，ACKERY（1975）のように *Parnalius* に合併する処置は誤りである．

### 6. ***Sericinus* WESTWOOD ホソオアゲハ属**（Fig. 9，Fig.19；Table 2）

*S. montela* GRAY（♂♀）

**A．** 亜科中唯一の2化性をもち，春型は小形で夏型は中形．前翅は二等辺三角形に近く，中室長は全長の61％で中庸，前後巾は全長の56％でやや広い．R 3が中室から独立して派生することが本属の特徴であるとされてきたが，これは正しくない．143頭を検査したところ，雌ではR 3が中室から出る個体の方が多いが，雄ではR 4とR 5の共通柄から派生する個体の数がはるかに多い（Table 2）．このことと Table 1 の結果を合わせるならば，翅頂部に伸びる翅脈の分岐様式は，必ずしも属の設定に重要でない場合があるといえよう．中脈分枝は裏面に存在し，表面はその部分で凹む．

後翅の外縁は弱く湾入し，4脈は長大な尾状突起となる（春型で短く，夏型で長い）．中室は4脈長より長い（46：39）．基室は広く，8脈はいちじるしく長くて外縁に達し，7室は外方で狭まらない．

**B．** 普通鱗は巾広い花弁状で，黒色鱗と赤色鱗が黄色鱗よりも大きい傾向がある．縁毛鱗は中庸長で 0.6mm，青色鱗はいちじるしく巾広く，かつ長い．

**C**．色斑は雄の，とくに夏型で黒条が退化し，雌では黒条が発達して黄色条が細くなり，夏型でとくにその傾向がつよい．また，条斑の輪廓は夏型で不鮮明となる傾向がある．

前翅の赤色条は9Rのみがみとめられ，これも夏型では消失する．本来赤色条をはさむ黒条に相当する2＋3B，5＋6Bは退化する傾向がある．8＋9Bは4脈を境にして内外にずれ，3室ではおそらく存在しない．10B，11B，12Bは合計2黒条となり，内方の黒条(おそらく10B)は2，3室で大形となる．13Bと14Bは融合し，裏面では前後に2分する．

後翅の3Rは消失し，中室内黒条は縦に分割される．7Bはよく発達し，8Yも広い．9Rはすべての室に出現し，青色斑は1～5室にあらわれる．13Bと14Bは表面で融合，裏面で分離し，14Yは赤色となることがある．2Y，7Y，8Yおよび13Yは白色となることがある．

Table 2. Infraspecific variation of the venation in forewing R3 in *Sericinus montela*. A, R3 arising from DC; B, R3 arising at anterior corner of DC; C, R3 stalked with R4+5.

| locality | type | A | | B | | C | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | sex | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Manchuria | fv. | 3 | 3 | 3 | 4 | 18 | 2 |
| | fae. | 6 | 0 | 3 | 0 | 10 | 1 |
| Korea | fv. | 0 | 3 | 3 | 3 | 16 | 3 |
| | fae. | 10 | 5 | 7 | 5 | 19 | 2 |
| China | fv. | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | fae. | 5 | 2 | 1 | 0 | 3 | 0 |
| number of speimens examined | | 24 | 14 | 18 | 12 | 67 | 8 |

## 7. *Archon* HÜBNER ムカシウスバアゲハ属（Fig. 10，Fig. 15；Table 1）

*A. apollinus* HERBST（♂♀）

**A**．小形．前翅はやや長卵形．中室長は全長の57％で中庸，前後巾は全長の50％で狭い．M1の派生位置に *Parnalius* と同様の変異がある（Table 1）．後方の脈，とくに1cと2脈は外縁近くで後方へ曲る．中脈分枝を欠く．

後翅外縁は全縁．中室は4脈長よりわずかに短い（35：37）．基室は狭く，8脈は湾曲して外縁に達せず，7室は外方でやや狭まる．

**B**．鱗粉はいちじるしく特化し，翅表では扇形ないし円形であるが，前翅中室の黄色部のみは剛毛状となり膜面から直立している．裏面では前翅の4B，7B，8B，9R，9Bと前縁（12室）の細黒条，後翅の8Bに接する部分の8Yから12Bまでと前縁（8室）の細黒条および内縁（1室）基半の黒色鱗と外半の白色鱗は翅表の普通鱗に類似しているが，他の部位ではすべて直立した剛毛状の鱗粉となる．この剛毛状鱗は翅の基部ほど長いが，なお或る程度の巾をもつ点で毛様鱗と区別できる．翅膜面は翅脈と直交して波打ち，剛毛状鱗はこの波の谷底からやや外方寄りに列生するため，ほぼ等間隔の，翅脈と直交する列となってみとめられる．

縁毛鱗は短かく，0.5mm，扇形で，先端は6～7裂する点で他の属と異る．青色鱗は大形．

**C**．前翅の中室には4Bと7Bがあるのみ，1Bや，dcに接しない7Bを欠除する．9Rをともなう8＋9Bは1～4室でも翅の基部に接近することなく，後縁に垂直である．10Y，10B～12B，13Yも同様に後縁に垂直に走る．13Bと14Bは融合し，きわめて巾広い外縁帯をつくる．

後翅は中室後半から1室にかけて1B～7Bが融合した黒帯をのぞき黒斑を欠く．8B～12Bの濃色条はいちじるしく外縁に接近し，翅の中央部は8Yを中心とした巾広い明色域で占められる．外縁

帯（13+14B）は巾広い．

以上のような特異な色斑構成の他に，本属にはサザナミ状の細黒条がみられる．この細黒条の発達程度には個体変異がいちじるしく，翅表ではときに8Rよりも内方の全面に分布する．♂の，とくに後翅ではこの細黒条の発達がわるい．裏面では，翅表の中室後半から1室基半にかけての黒色域に相当する範囲にのみ，このサザナミ状細黒条が分布する．前翅表4Bや7Bの巾と，その前縁部にみられる細黒条の数から判断して，本来の1黒条はだいたい3条のサザナミ状細黒条に分離したと推定される．これを三枝（1973）のように，「原始的斑紋が *Parnassius* 型に崩れてゆく移行的な状態を代表している」と解釈することが妥当か否かは，なお検討を要する．

本属の色斑は，普通鱗の剛毛状化による透明感の増大，後翅8B〜12Bの外縁への接近，および不安定なサザナミ状細黒条の存在が特徴である．

### 8. *Parnassius* LATREILLE ウスバアゲハ属（Fig. 11，Fig. 14）

この属はすこぶる変異にとみ，種の認め方や亜属，さらには属の分類までも研究者によって意見がまちまちである．日本には3種が分布し，その系統的位置を明らかにするために，*Parnassius* 全体の再検討を別に行う予定であるので，本報では立ち入った論議を省略し，1属として扱う．所検種は次のとおり．

*apollonius*（♂♀），*honrathi*（♂♀），*bremeri*（♂♀），*phoebus*（♂♀），*actius*（♂♀），*jacquemonti*（♂♀），*epaphus*（♂♀），*tianschanicus*（♂♀），*nomion*（♂♀），*apollo*（♂♀），*mnemosyne*（♂♀），*stubbendorfii*（♂♀），*hoenei*（♂♀），*glacialis*（♂♀），*eversmanni*（♂♀），*felderi*（♂），*nordmanni*（♀），*clodius*（♂♀），*orleans*（♂♀），*hardwickii*（♂♀），*cephalus*（♂♀），*acco*（♂），*delphius*（♂♀），*stoliczkanus*（♂♀），*imperator*（♂♀），*charltonius*（♂♀），*inopinatus*（♂♀），*autocrator*（♂♀），*simo*（♂♀）．

**A**．小形〜大形．前翅はやや長卵形で，*hardwickii* で測定したところでは中室長は全長の53%でやや短かく，前後巾は全長の55%で中庸．R2とR3は分離せず，したがって翅脈数は他の諸属にくらべて1本少ない．M1脈が中室から派生するか否か，R2＋3脈が中室から派生するか否か，R2＋3脈が途中で一部R1脈と合着するか否か，この三つの形質の組合せで亜属や属に分割されたことがあるが，最後の形質をのぞき重要でないことは Table 1，Table 2 の結果から考えて明らかである．中脈分枝を欠く．

後翅の外縁は全縁．中室は4脈と等長．基室は狭く，第8脈は長くて外縁に達し，7室は等巾．

**B**．翅表の普通鱗は楕円形ないし丸味をおびた三角形，先が三叉するものも多い．覆瓦状に配列されるが，外縁帯（13+14B）にいたって急に鱗粉の巾が狭くなるため，鱗粉間に間隙を生じる．間隙は後翅よりも前翅，前翅でも前縁に近いほど広くなる傾向がある．

裏面では普通鱗の巾が狭く，先端が細まるために翅の基部から鱗間に隙間があり，外縁に近ずくにしたがって鱗は細くなり隙間がひろがる．ただし前翅の黒色条や赤色条では鱗粉は巾広く覆瓦状．

以上は *hardwickii* のような鱗粉の発達した種の特徴であって，*stubbendorfii* のような鱗粉が特殊化し，透明感のつよい種では，翅表のすべての鱗粉（黒色・白色をとわず）は先のとがった滴型で，翅の基部ですでに鱗間に隙間があり，外縁に近ずくにしたがって鱗粉は細型となり隙間がひろがり，透明感が増大する．そして裏面では前後翅ともに鱗粉は剛毛状となり，翅膜から半ば直立し，先端は

外縁の方向に曲る．*Archon* では剛毛状といっても扁平で或る程度の巾があるが，*Parnassius* では完全な毛状で，翅の基部では毛様鱗との区別が困難である．また *Archon* のように列をなして生じることなく，ランダムに生えている．

縁毛鱗は長く，*hardwickii* では 0.8mm をこえる．後翅12B中の青色鱗は周囲の黒色鱗よりも先半部の巾がひろい．

**C**．この属の基本的色斑は，前翅では１B～３Bが融合し，３R，５B，６R，６Bが消失，９Rをふくむ黒条は１b～２室でもっとも翅の基部に接近するが，連続的に曲って４脈で内外にずれることはない．この黒条と外縁条の間に黒条は１本しかなく，これが10B,11B,12Bのいずれかに当るのか，それともそのいくつかの複合なのか，解析できない．外縁条は13＋14Bで，かなり巾広い．

後翅は３Rがよく発達し，中室内の各条は縦に分割されない．７Bは７，８室と１～３室にあらわれるのみ．９Rは６室では消失するが他の室では発達し，しばしば８Bと９Bにとりまかれた眼状紋となる．その際，４室と５室とは１個の眼状紋をつくる傾向がある．青色斑も（おそらく10Bと11＋12Bにとりまかれた）眼状紋化し，もっとも発達するものでは６室まで現われる．外縁帯(13＋14B)は前翅のように巾広くない．

本属の色斑は，黒帯の間引き消失による黄白色域の増大と，９Rや青色斑を核とした眼状紋化，および鱗粉巾の狭少化による透明感を特徴とする．

## 9. *Hypermnestra* MÉNÉTRIÈS ニセウスバアゲハ属 (Fig. 12，Fig. 18)

*H. helios* NICKERL（♂♀）

**A**．小形．前翅は頂角の円い直角二等辺三角形．中室長は全長の51％で亜科中もっとも短かく，前後巾は全長の53％で中庸．R２とR３は分岐せず１本で中室から派生するが，所検15♂中，中室の前角から出るもの３，R４＋５の共通柄からでるもの１があった．外縁は全縁で弧をえがくが，他属と異り，３脈でもっとも突出する傾向がある（とくに雌において)．中脈分枝を欠く．

後翅外縁は翅脈間でわずかに凹み，尾状突起を欠く．中室は４脈よりわずかに長い（39：35)．基室は狭く，８脈はほぼ外縁に達するが，７脈が斜前方に走るため７室は外方ほど巾狭い．

**B**．普通鱗は楕円形，アフガニスタンのバーミアン産亜種 *aryana* WYATT では先端弱く分岐するが，トルケスタンのタシケント産亜種 *maxima* GRUM-GRSHIMAILO ではほとんど分岐しない．

表裏ほとんど同形である．縁毛鱗は長く，0.8mm に達し，先端まったく分岐しない点で亜科中特異である．12B付近に全く青色鱗がない．翅の他の部位にこれに代る特化した鱗粉があるのではないかと探索したが，発見できなかった．方々に点々と透明で，顆粒を放射状に含む鱗粉が数個まとまってあるが（前翅表８Y，10Y，13Y，前翅裏面10Y，後翅表１室，後翅裏面２室13Y，３室８Y，４室10Yなど)，このような鱗粉は青色斑をもつ他の属でもみられることがあるので，青色斑鱗と相同のものではない．

**C**．前翅は２B，３B，５B，６Bを欠き，４Bと７Bも小形．９Rは５，６，８室のみにあらわれ，８＋９Bは１，２室に Fig. 18 のようにあらわれる個体が少数ある．８＋９Bと外縁帯の間には暗色帯が１条しかなく，これが10B，11B，12Bのどれに当るのか判定困難である．10Y域は巾広い．13Yも巾広い菱形で13＋14Bは前後に２分する傾向がある．

後翅には裏面にのみ３Rがあり，翅基部の１B～２Bの黒色部がこれと合着する．７Bは裏面でよ

く発達するが，表面では消失．9Rを中心とした赤斑は裏面では1，2，5，7室に，表面では5，7室にのみあらわれる．10〜12Bは裏面では巾広いが表面では13Yに接する細条のみとなり，少くとも表面では12Bの要素しかあらわれていないのでないか，と思われる．13+14Bは前翅同様前後に2分され，亜科中特異である．

裏面は前翅5〜8室の13Y（ときに8室の10Yも），後翅4〜7Y，8Y，10Y，13Yが白色となる．

本属の色斑は全体として黄色部の拡大と裏面の白化が特徴的である．

## Ⅲ. 考　察

### 1. ウスバアゲハ亜科の翅の形質の祖先的状態

#### A. 翅形および翅脈

前述（I-2-B）の論拠によって，ウスバアゲハ亜科の翅は，①小形で，②前後翅とも中室は長く，③前後翅とも外縁は全縁であり，④前翅の全長にたいして前後巾は狭い，のが祖先的状態であると推定される．前翅翅脈相は，漸新世の化石 *Thaites* にR2とR3が短かく分枝していることから，*Hypermnestra* と *Parnassius* におけるR2とR3の融合は特化であることが判定される．また，*Sericinus* の雌にR3が中室から派生する個体が多いことから，この状態が祖先的と考えられる．M1も同様である．中脈分枝が存在するのは *Bhutanitis*（おそらく *Yunnanopapilio* も）と *Sericinus* のみであり，後翅基室が拡大する現象を伴っている．これらの属が大形であるか，あるいは夏型で大形化することから，中脈分枝の形成と後翅基室の拡大は翅の大型化を力学的に支持するための特化ではないか，と考えられる．

後翅翅脈相は，近縁のシロチョウ科で発達する2Aが多くの属で消失しており，これはあきらかに特化で，2Aが痕跡的に存在する *Luehdorfia* や *Bhutanitis* の状態が原始的であることは疑う余地はない．M2とM3の基部での接近や，7室が外縁に向って狭まる状態，および Sc+R1が伸長して外縁に達する状態は Tineoidea との比較により特化と判断される．

このようにしてウスバアゲハ亜科の翅形および翅脈の原始的状態は Fig. 23 に示したようであったと推定される．

#### B. 鱗　粉

普通鱗は花弁状で，互いに辛うじて覆瓦状に重なり，鱗粉間隙がわずかにあるため，外観するとやや透明感があるのが亜科全体に共通した性格である．*Archon* や *Parnassius* の透明翅は，表面の一部や裏面鱗粉の変形（狭少化）に起因し，1枚の翅の中での普通鱗の分化を伴っているので特化と判断される．

縁毛鱗はいちじるしく長大で，かつ先端が深裂するが，これは普通鱗⟶翅脈鱗という変化系列が外縁にいたって極端化したものと理解される．すると，サイズが長大化するにもかかわらず先端が全縁である *Hypermnestra* の縁毛鱗は特化と判断される．

同様にして後翅12B中の青色斑を構成する鱗粉は，*Bhutanitis* や *Parnassius* では周囲の普通鱗と

大差なく，*Luehdorfia*, *Parnalius*, *Archon* ではいちじるしく分化している．同形同大の普通鱗中，翅の特定の部位のみに分化がみられる方が特化と考えられるので，*Hypermnestra* のように青色斑をもたない状態がウスバアゲハ亜科の原始的形質と判断される．

### C. 色　　斑

Fig. 3に提示した29条の基本的色条が，翅の各室に等しく出現する状態が原始的であり，欠除する色条が多いものほど特化していることになる．Figs. 4〜12から，後翅中室の4B，5B，6R，6Bは表裏とも消失し，13Bと14Bは前翅表のみで融合していたのが亜科の祖先的色斑と考えられる (Fig. 13).

裏面鱗粉が特化した *Archon* と *Parnassius* 以外の諸属では，基本的色斑は裏面の方によく残り，翅表では黒色条の拡大による融合化現象が共通してみとめられる．このことから，後翅中室内の黒色条は気管位置で縦方向に分割される方が原始的状態と判断される．10Bから12Bにかけては，すべての属で融合傾向がみとめられる．*Bhutanitis* と *Luehdorfia* の比較では11Bと12Bの融合が先行し，これに遅れて10Bが接近・融合する．他の属でもこれと並行した現象が生じているのか，それとも10Bと11Bの融合の方が先行するのか，あるいはいずれかの黒色条の欠除が伴っているのか，現在のところ解析が困難である．一応現段階での筆者の解釈を Figs. 4〜12に示した．

以上の検討によって，ウスバアゲハ亜科の色斑の原始的状態は Fig. 13 および Fig. 23 のようであったと推定される．

## 2. 翅の形質にもとずくウスバアゲハ亜科の属レベルの系統分岐像の再構成

一群の動物の系統的体系は，可能なかぎり多様かつ多数の形質の検討にもとづくことによって真の再構成に接近することができるはずのものである．ウスバアゲハ亜科の諸属でも，本報にとりあげた翅以外に，成虫の下唇鬚，触角，脚，雄交尾器，雌交尾器（日浦他，1959；三枝，1973）；顔（日浦他，1959）；胸部構造，交尾後付属物（三枝，1973）の検討がなされており，少数の属については消化管や精巣の形態も検討されている（江本，1971——三枝による）．また，幼生期の形態や食草については，五十嵐（1979）の労作がある．それにもかかわらず本報では，あえて翅の形質のみにもとずいて系統再構成を試ることにする．その理由は，量の膨大さやオリジナリティの問題もさることながら，特定形質群に限定した系統再構成の有効性と限界を，続報する予定の多様な形質を併用した手法で検証したいからである．翅は化石が発見された場合に使用できるほとんど唯一の形質群であり，かつ全アゲハチョウ科に範囲を拡げた場合，標本が入手できない種についても写真図版等によって或る程度検討が可能な形質群であるからである．

### A. 形質状態の分布

前節の論議にもとずき，ウスバアゲハ亜科9属について69の形質をとりあげ，それが祖先的 plesiomorphous であるか，子孫的 apomorphous であるか，一覧表を作製した（Table 3）．表の最下欄に子孫的形質の総数を合計してあるが，形質には当然重要なものと軽微なものの別があるので，合計値はあくまで便宜的なものである．中間的な状態は0.5と勘定した．*Hypermnestra, Parnassius, Archon* で翅の形質は特化がすすみ，*Parnalius* ではもっとも特化していないことがうかがわれる．

ここにとりあげた以外に，毛様鱗をふくめた全鱗粉についての分化や分布パターンを検討すれば，

Table 3. Distribution of character states of wing among the genera of Parnassiinae. White rectangles, plesiomorphous states ; black rectangles, apomorphous states hatched rectangles, relatively apomorphous states.

| Region | Part | Character | Plesiomorphous | Apomorphous | Character number | HYPER-MNESTRA | PARNAS-SIUS | ARCHON | PARNA-LIUS | ALLAN-CASTRIA | SERICI-NUS | LUEHD-ORFIA | YUNNAN-OPAPILIO | BHUTAN-ITIS |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| WING SHAPE AND VENATION | | size | small | large | 1 | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ |
| | FORE WING | outer margin(om) | entire | serrate | 2 | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | ▨ | □ | □ |
| | | DC | long | short | 3 | ■ | ■ | ▨ | □ | □ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ |
| | | width | narrow | wide | 4 | ▨ | ▨ | □ | ■ | ▨ | ▨ | ■ | □ | □ |
| | | vein 11 | free | anastomosing with vein 10 | 5 | □ | ■□ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | vein 9 and 10 | free | fused | 6 | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | vein 2 and 4 | parallel | divergent | 7 | □ | □ | □ | □ | □ | ▨ | □ | □ | ■ |
| | | vein 1b~5 | straight or moderately curved | down curved near om | 8 | □ | ▨ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | median spur | absent | present | 9 | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | ? | ■ |
| | HIND WING | om | entire | serrate | 10 | ▨ | □ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | om of space 1 | entire or weakly concave | emarginate | 11 | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ | □ |
| | | apex of vein 2 | not developed | forming a tail | 12 | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ |
| | | apex of vein 3 | not developed | forming a tail | 13 | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ |
| | | apex of vein 4 | not developed | forming a tail | 14 | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | DC | longer than vein 4 | shorter than vein 4 | 15 | □ | ▨ | ▨ | ▨ | □ | □ | □ | ■ | ▨ |
| | | vein 1a | present | absent | 16 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | ? | □ |
| | | origin of vein 4 and 5 | distant | approaching | 17 | □ | □ | □ | ■ | ■ | □ | ▨ | ■ | □ |
| | | BC | narrow | wide | 18 | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | ■ | ■ |
| | | vein 8 | not reaching om | reaching om | 19 | ▨ | ▨ | ▨ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ |
| | | space 7 | with parallel sides | narrowed towards om | 20 | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ |
| SCALE | | UN normal scale | normal | narrowed to hair-like or spine-like scale | 21 | □ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | ? | □ |
| | | apex of marginal scale | deeply serrate | entire | 22 | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ? | □ |
| | | special scale of blue spots | absent | present | 23 | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | FWUN elongate scale | absent | present | 24 | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | □ | ? | □ |
| COLOUR PATTERN | FORE WING, UPPER SURFACE | 1B and 2B in DC | separate | fused | 25 | □ | ■ | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 3R | present | absent | 26 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 2+3B | present | absent | 27 | ■ | □ | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 6R | present | absent | 28 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 5+6B | present | absent | 29 | ■ | ■ | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 7B in space 1 and 2 | present | absent | 30 | ■ | ■ | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 9R | present | absent | 31 | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ |
| | | 8+9B | continuous | shifting at vein 4 or absent in space 3 | 32 | □ | □ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ▨ | ■ |
| | | 10B and 11B | separate | fused | 33 | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ | ▨ | ■ | □ |
| | | 11B and 12B | separate | fused | 34 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ |
| | | 13+14B | not divided | divided antero posteriorly | 35 | ■ | □ | □ | □ | □ | ▨ | □ | □ | □ |
| | FORE WING, UNDER SURFACE | 1B in DC | present | absent | 36 | □ | ■ | ■ | □ | □ | ■ | □ | □ | □ |
| | | 3R | present | absent | 37 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 2+3B | present | absent | 38 | ■ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 6R | present | absent | 39 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 5+6B | present | absent | 40 | ■ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 7B in space 1 and 2 | present | absent | 41 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ |
| | | 9R | present | absent | 42 | □ | □ | □ | □ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ |
| | | 10B and 11B | separate | fused | 43 | ■ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 11B and 12B | separate | fused | 44 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ |
| | | 13B and 14B | separate | fused or absent | 45 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ |
| | | 13+14B | not divided | divided antero-posteriorly | 46 | ■ | □ | □ | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ |
| | HIND WING, UPPER SURFACE | 1B and 2B in DC | separate | fused | 47 | □ | ■ | ■ | □ | □ | □ | ■ | ■ | ■ |
| | | 3R | present | absent | 48 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 2+3R | present | absent | 49 | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 7B in DC | present | absent | 50 | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 9R in space 6 | present | absent | 51 | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ |
| | | 8B~9B | near 7B | approaching om | 52 | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 11B and 12B | separate | fused or 11B absent | 53 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ |
| | | blue spots in space 4 and 5 | absent | present | 54 | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ |
| | | 12B and 13B | separate | fused | 55 | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 13+14B | not divided | divided antero-posteriorly | 56 | ■ | □ | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ |
| | HIND WING, UNDER SURFACE | 1B and 2B | separate | fused | 57 | ■ | □ | ▨ | □ | □ | □ | ■ | □ | □ |
| | | 3R | present | absent | 58 | □ | □ | ■ | □ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ |
| | | 2+3B | present | absent | 59 | □ | □ | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 7B in DC | divided longitudinally | not divided | 60 | ■ | ■ | ■ | □ | □ | □ | ■ | □ | □ |
| | | 9B and 10B | separate | fused | 61 | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 10B and 11B | separate | fused | 62 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ |
| | | 11B and 12B | separate | fused | 63 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | □ | □ |
| | | 12B and 13B | separate | fused | 64 | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| | | 13B and 14B | separate | fused or absent | 65 | ■ | ■ | ■ | □ | ■ | □ | ■ | ■ | □ |
| | | 13+14B | not divided | divided antero-posteriorly | 66 | ■ | □ | □ | □ | ■ | □ | □ | □ | □ |
| | | 4~7Y, 8Y, 10Y, 13Y and 15Y | yellow | white | 67 | ■ | □ | □ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ |
| | | 13Y | yellow | orange | 68 | □ | □ | □ | □ | □ | □ | ■ | ■ | ■ |
| | | 15Y | present | absent | 69 | □ | ■ | ■ | □ | □ | □ | □ | □ | □ |
| total number of apomorphous characters | | | | | | 36.5 | 33 | 35.5 | 18 | 31 | 25 | 29 | 29 | 26 |

形質の数はさらに増加するものであるが，将来に残した．

**B．単系統群の抽出と分岐図の作製**

表4にもとずいて子孫的形質の共有 synapomorphy による単系統群の抽出を行った．その結果を Fig. 24 にしめす．

*Hypermnestra* は MUNROE (1961)の分類では Parnassiini に所属させられているが，三枝(1973)はこれに疑問を表明している．MUNROE のとりあげた Parnassiini の特徴はアンテナと脚が鱗粉でおおわれ，かつ地表で（帯蛹とならず）蛹化する点である．体表がすべて等しく毛または鱗粉でおおわれるというのが鱗翅目の一般的特徴であることから，アンテナと脚の被鱗は明らかに祖先的な状態である．また，繭をつくって蛹化する性質は他の鱗翅類にひろくみられるものであり，むしろ裸の蛹が枝や葉に糸をかけて帯蛹となるのが特別な性質であり，そのために蛹に特殊な構造を発達させる必要があることを考えると，帯蛹が子孫的状態で繭蛹は原始的状態であると筆者は考えている．すると MUNROE が設定した Parnassiini は synplesiomorphy にもとずく側系統群ということになる．筆者の翅の解析によれば，*Hypermnestra, Parnassius, Archon* 3属の synapomorphy は，38. 前翅裏面の2+3Bの消失と 40. 5+6Bの消失の2点のみであって，これでもって1族を設定するのは疑問である．つまりこれら3属の単系統性は否定される．

*Hypermnestra* は他の8属すべてにたいし，22. 縁毛鱗先端の全縁，27. 前翅表2＋3Bの消失，35. 前翅表外縁黒条（13+14B）の前後二分，49. 後翅表2＋3Bの消失，50. 後翅表中室7Bの消失という子孫的形質をもち，かつのこり8属がすべて23. 後翅12Bの青色斑という子孫的形質を共有するのと対立する．したがって *Hypermnestra* は Parnassiini とは別の，ひとつの族を代表するべきものである．この問題は翅以外の形質を検討した上で改めて論じたい．

後翅青色斑の存在は普通鱗からの青色鱗の分化によるものであり，この synapomorphy によって特徴づけられる8属が Parnassiini と Zerynthiini という2族に分けられることは定説どおりである．Parnassiini の synapomorphy は，21. 裏面の普通鱗の特殊化（極端に巾を減じて剛毛状または軟毛状となる），38. 前翅裏面の2＋3Bの消失，40. 前翅裏面の5＋6Bの消失，43. 前翅裏面10Bと11Bの融合，および69. 両翅とも最外縁の15Yの欠除，である．

これにたいし Zerynthiini の synapomorphy は，10. 後翅外縁の波状化，32. 前翅の8B+(9R)+9B条が4脈を境にして内外方にずれること，である．

Zerynthiini は *Parnalius-Allancastria-Sericinus* 群と，*Luehdorfia-Yunnanopapilio-Bhutanitis* 群とにわかれる．前者のもつ synapomorphy は，16. 後翅2A脈の完全な消失であり，後者のもつ synapomorphy は，47. 後翅表中室の1Bと2Bの融合，68. 後翅裏面13Yの橙色化である．この他に後者では前翅の赤色条の完全な消失という重要な synapomorphy があり，森林的環境への進出にともなって生じたと考えられるが，同じ形質の状態は *Allancastria* でもみられる．*Allancastria* の赤色条の消失はあきらかに *Parnalius* 群内で二次的に（遅れて）生じたと推定されるが，これは翅の形質に限定した本報の論議図では採用できない．

細部の説明は Fig. 24 および Table 3 にしめしたとおりなので省略するが，*Luehdorfia* 群の系統関係は日浦（1978）で暫定的に提示したものと異っていることを付記しておきたい．

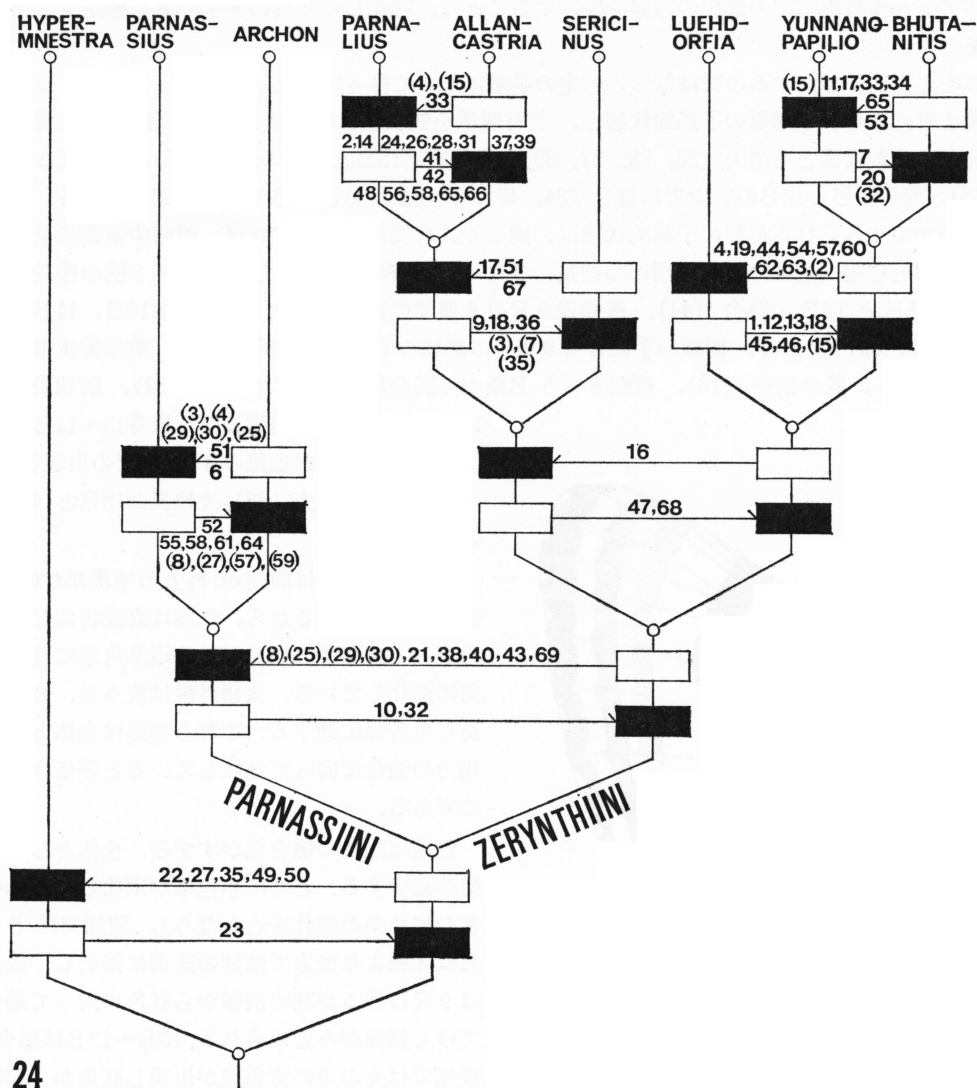



Fig. 24. Phylogenetic relations in the genera of Parnassiinae reconstructed by wing characters shown in Table 3. Black rectangles, apomorphous states ; white rectangles, plesiomorphous states. Numerals are character numbers and those in the parenthesis are showing the relatively apomorphous states.

### C. 進化の方向

単系統群への分岐とは別に，翅の形態や紋様にはウスバアゲハ亜科内部で或る方向への変化傾向がみとめられる．側系統群や多系統群間に平行的にみられる変化であるから，これは平行進化である．ウスバアゲハ亜科はアゲハチョウ科の中で原始的な群であるというのが一般に容認されているから，

ウスバアゲハ亜科内部での進化の方向を検討することは，特化した諸属の発生経緯を推定する上で必要であろう.

これを恣意的に認定するのではなく，一定の手順によって探ってみたい. Table 3から，9属のうち8属までにみられる形質の子孫的状態は，共有関係を無視すれば，青色斑の存在（23)，前翅赤色帯3Rと6Rが表裏とも消失（26，28，37，39)，後翅裏面13Bと14Bの融合（45)，後翅表3Rの消失（48)，前翅11Bと12Bの表面での融合（34，45)，後翅表11Bと12Bの融合（53）である. 次に9属中7属までにみられる形質の子孫的状態は，同じく共有関係を無視すれば，前翅中室長の全長にたいする相対的短縮（逆にいえば翅頂部の伸長，3)，後翅外縁の波状化（10)，後翅8脈の伸長（19)，前翅裏面11Bと12Bの融合（44)，後翅表9Rの6室での消失（51)，後翅裏面10B，11B，12Bの融合（62，63）である. 同様の手続きで9属中6属にみられる子孫的形質は，前翅前後巾の増大（4)，後翅1a脈の消失（16)，前翅8＋9B条が4脈を境に内外にずれる（32)，前翅表10Bと11Bの融合(33)，前翅裏面外縁帯13＋14Bの前後二分（46)，後翅青色斑の4，5室での出現(54)，後翅裏面3Rの消失（58)，後翅裏面13Bと14Bの融合(65)である.

25

Fig. 25. Advanced Plan of Parnassiinae reconstructed by sum of characters of apomorphous states.

翅形については前翅dc外方の翅頂部が伸長し，前後巾が増大するから，外縁は直線状になり，したがって長卵型の翅形が二等辺三角形に近ずく方向に進化している. 後翅外縁は波うち，8脈が伸長して外縁に達する. これら翅形は全体として飛翔力の強化に向って進化していると評価されるものである.

色斑は黒条の融合化がすすみ，全体として縞の数が減少する. とくに赤色条が退化し（これをはさむ黒色条の退化をともなう)，前翅では8＋9Bは4脈より後方では翅の基部に接近し，後翅では9Rは残るが翅の前縁から肛角に向って退化してゆく傾向がみとめられる. 10B～12Bは融合し，後翅ではその中に青色斑が出現し肛角から前縁に向ってのびてゆく. 13Bと14Bは前後翅とも融合していわゆる外縁条となり，融合した10B～12Bとの間に亜外縁黄色条（13Y）が発達する. 単純化された色斑は，各条が個性化することによって単なる「マギレ効果」以上の効果をもつ適応形態として進化する道をひらくもの，と考えられる.

共有関係を無視した形質の子孫的状態にもとずいてウスバアゲハの翅を構成すると Fig. 25 のようになる. Fig. 23 と比較することによって「進

化したアゲハチョウ」のイメージを予想することができる.

## 引 用 文 献

Ackery, P.R. 1975. A guide to the genera and species of Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* (*Ent.*) 31(4): 73-105, pls. 1-15.

江本 純 1971. アゲハチョウ科における内臓諸器官の比較形態. 日本昆虫学会第31回大会講演要旨pp. 13～14.

江崎悌三 1941. 蝶の斑紋. 宝塚昆虫館報 (9): 1-16.

Gabriel, A. G. 1942 A new species of *Bhutanitis* (Lep. Papilionidae). *Entomologist* 75: 189.

Hennig, W. 1965. Phylogenetic Systematics. *Ann. Rev. Ent.* (10): 97-116.

日浦 勇・溝口 修・溝口重夫 1959. ギフチョウ属の研究 (1). 昆虫学評論 10(1): 34-38, pls. 6-11.

日浦 勇 1966. "異型アゲハ" の系統発生上の位置. 昆虫と自然 1(3): 2-7, 2 pls.

——— 1978. 蝶のきた道. 230 pp. 蒼樹書房, 東京.

Igarashi, S. 1979. A new Papilionid Butterfly of the Genus *Bhutanitis* from Northern Thailand. *Tyô to Ga* 30(1・2): 69-72.

五十嵐邁 1979. 世界のアゲハチョウ. 218 pp., 357 pls. 講談社, 東京.

牧林 功 1978. アゲハチョウ科における前翅R脈の進化について (講演要旨). 蝶と蛾 29 (4): 245.

Munroe, E. 1961. The classification of the Papilionidae (Lepidoptera). *Canadian Ent. Suppl.* (17): 1-51.

Riley, N. D. 1939. A new species of *Armandia* (Lep. Papilionidae). *Entomologist* 72: 207-208, pl. 4.

三枝豊平 1973. ギフチョウ属の系統論 (1). 昆虫と自然 8(5): 5-18, 2 pls.

——— 1976. 形質の原始状態の推定の基準. 昆虫分類学若手懇談会シンポジウム資料 4 pp.

三枝豊平・中西明徳・嶌洪・矢田脩 1977. *Graphium* 亜属の系統と生物地理. 蝶 (1): 2-32.

柴谷篤弘 1979. 発生現象の細胞社会学——紋様形成の理論. 246 pp. 講談社, 東京.

新川 勉 1980. 蝶の鱗粉ソケット列の特異性. 日本鱗翅学会第26回大会講演要旨. 蝶と蛾30 (3・4): 247-248.

梅鉢幸重 1972. 昆虫の色素——チョウのはねの色素を中心に, 1-5. 昆虫と自然 7(3): 2-7, 7(4): 2-7, 7(5): 7-11, 7(6): 4-10, 7(7): 2-7.

Verity, R. 1905～11. Rhopalocera Palaearctica. 368 pp., 72 pls., Florence.

矢田 脩 1979. ポパーの科学論とクラディズム. 昆虫分類学若手懇談会ニュース (27): 2-21.

化したアゲハチョウ」のイメージを予想することができる.

## 引 用 文 献

ACKERY, P.R. 1975. A guide to the genera and species of Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* (*Ent.*) 31(4):73-105, pls. 1-15.
江本 純 1971. アゲハチョウ科における内臓諸器官の比較形態. 日本昆虫学会第31回大会講演要旨pp. 13〜14.
江崎悌三 1941. 蝶の斑紋. 宝塚昆虫館報 (9):1-16.
GABRIEL, A. G. 1942 A new species of *Bhutanitis* (Lep. Papilionidae). *Entomologist* 75:189.
HENNIG, W. 1965. Phylogenetic Systematics. *Ann. Rev. Ent.* (10):97-116.
日浦 勇・溝口 修・溝口重夫 1959. ギフチョウ属の研究 (1). 昆虫学評論 10(1):34-38, pls. 6-11.
日浦 勇 1966. “異型アゲハ”の系統発生上の位置. 昆虫と自然 1(3):2-7, 2 pls.
——— 1978. 蝶のきた道. 230 pp. 蒼樹書房, 東京.
IGARASHI, S. 1979. A new Papilionid Butterfly of the Genus *Bhutanitis* from Northern Thailand. *Tyô to Ga* 30(1・2):69-72.
五十嵐邁 1979. 世界のアゲハチョウ. 218 pp., 357 pls. 講談社, 東京.
牧林 功 1978. アゲハチョウ科における前翅R脈の進化について (講演要旨). 蝶と蛾 29 (4):245.
MUNROE, E. 1961. The classification of the Papilionidae (Lepidoptera). *Canadian Ent. Suppl.* (17):1-51.
RILEY, N. D. 1939. A new species of *Armandia* (Lep. Papilionidae). *Entomologist* 72:207-208, pl. 4.
三枝豊平 1973. ギフチョウ属の系統論 (1). 昆虫と自然 8(5):5-18, 2 pls.
——— 1976. 形質の原始状態の推定の基準. 昆虫分類学若手懇談会シンポジウム資料 4 pp.
三枝豊平・中西明徳・嶌洪・矢田脩 1977. *Graphium* 亜属の系統と生物地理. 蝶 (1):2-32.
柴谷篤弘 1979. 発生現象の細胞社会学——紋様形成の理論. 246 pp. 講談社, 東京.
新川 勉 1980. 蝶の鱗粉ソケット列の特異性. 日本鱗翅学会第26回大会講演要旨. 蝶と蛾30 (3・4):247-248.
梅鉢幸重 1972. 昆虫の色素——チョウのはねの色素を中心に, 1-5. 昆虫と自然 7(3):2-7, 7(4):2-7, 7(5):7-11, 7(6):4-10, 7(7):2-7.
VERITY, R. 1905〜11. Rhopalocera Palaearctica. 368 pp., 72 pls., Florence.
矢田 脩 1979. ポパーの科学論とクラディズム. 昆虫分類学若手懇談会ニュース (27):2-21.